



TITLE:

モミ属の地理分布に関する研究：マツ属の種分化に関連して

AUTHOR(S):

大畠, 誠一

CITATION:

大畠, 誠一. モミ属の地理分布に関する研究：マツ属の種分化に関連して. 京都大学農学部演習林報告 1994, 66: 24-36

ISSUE DATE:

1994-11-30

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/192070>

RIGHT:

モミ属の地理分布に関する研究 —マツ属の種分化に関連して—

大畠 誠一

Speciation and Distribution in the Genus *Abies* with Reference to Speciation of the Genus *Pinus*

Sei-ichi OOHATA

要 旨

マツ属の系統進化上の特徴をより明確にするために、マツ属同様、北半球に広く分布するモミ属の地理分布を調べ、マツ属の地理分布、形質の特徴と比較した。なお、モミ属は世界に約40種を擁し、古第三紀の頃に起源し、現在、北半球に繁栄している種群である。検討の結果、下記の点が明かにされた。

- 1 モミ属は、マツ属に比べると一般に高山の、冷涼な気候条件下に生育していた。
- 2 モミ属では、種類群（節）、種類間でお互いに棲み分ける性質が明かであり、異所的種分化後の隔離機構の影響が強く残されていた。
- 3 現在繁栄しているモミ属の系統群、節での分布の様相は、各節によって様々であり、現在広分布し、繁栄している節はすくない。すでに消滅の段階にある節が多数見いだされた。この属内の地理分布の様相はマツ属と同様であり、各種群の位置づけを表3に示した。
- 4 日浦（1984）による針葉樹系統発生の地縁展開法則によれば、モミ属、マツ属ともに多型属である。言い換えると、モミ属は典型的な多型属で、新しい時代に発生して現在繁栄する種群である。他方、マツ属の出現はジュラ紀と古く、単なる多型属ではない。マツ属は第三紀に一度繁栄し、現在でも繁栄を続ける特殊な種群であった。
- 5 モミ属種間での球果の形質の違いは小さく、種分化後の歴史の短さに関連づけられた。他方、マツ属種間での形質変異の大きさは、起源後の時間の長さと、その間に発生した気候変動に対するマツ属の新しい種分化により、もたらされた結果であると考えられた。

は じ め に

マツ属の系統進化解明のための一方法として、前報¹⁾において筆者は現生種の地理的分布パターンによる解析方法を採用し、マツ属亜節間の位置づけを行った。この方法は、種および種群の地理分布圏を地縁として重視し、分布パターンのタイプから分布圏成立の古さや時代を検証しようとする方法²⁾である。ただし、マツ属のみで得られた結果では、マツ属自身の姿をより深く理解することにはならない。他の種群の挙動と比較することによって、その特徴が明かとなる。

この報告はモミ属を材料として、地理的な分布パターンを検討した結果である。マツ属と同じ方法によって分布パターンを調べ、モミ属の地理分布上の特徴とマツ属での結果とを比較検討し

たものである。

種群の分布パターンを調べるためには、対象とする材料がある程度の種類数を擁し、しかもそれぞれの種分布圏が調べられている必要がある。モミ属 (Genus *Abies*) は、トウヒ属とともにマツ科植物モミ亜科のうちで、多い種類数(約40種)を擁し、モミ亜科を代表する種群である。歴史的には、マツ属と対象的に新しく起源した植物群であり、マツ属と比較する意味で検討に値すると考えられる。

なお、報告をまとめるにあたり、モミ属の文献を紹介していただき、モミ属の耐凍性と適応問題などに関して、数々の教えを戴いた前北海道大学低温科学研究所教授 酒井 昭先生に厚く御礼申しあげる。

資 料 と 方 法

種群の地理分布パターン解析のためには、種の分類がほぼ完成していて、さらにそれぞれの種の分布地が調べられている資料が必要である。この点で、モミ属はマツ属同様、LIU³⁾によって詳しく調べられ、生育地の概要が明らかにされている。モミ属とトウヒ属の2属を除くと、マツ科植物のうちモミ亜科を構成する属はカラマツ属約10種、ツガ属約10種で、その他は数種⁴⁾となる。モミ属の種類数はマツ属の半数以下であるが、その分布域は広く、北半球にマツ属に匹敵するほどの面積をもつ。LIUの資料³⁾によれば、日本のモミ属はモミ (*Abies firma*)、ウラジロモミ (*A. homolepis*)、オオシラビソ (*A. mariesii*)、シラビソ (*A. veitchii*)、アカトドマツ (トドマツ, *A. sachalinensis*) となっている。

この資料にはそれぞれ種類、亜種ごとに水平分布図と分布地域の緯度に対する生育高度図が付けられている。使用した種の分類表を表1に示した。この分類表によれば、モミ属は15節39種に分けられる。このうちの *Abies pardei* のみは原産地の記載が不明確で、かつ種分布図が作成されていないため、検討からは外されている。また、今回の分析でのモミ属の資料は、種レベルに止め、変種は同じ種としてまとめて扱っている。前出の資料³⁾は、Sect. *Bracteatae* のみが Subgenus *Pseudotsuga* に属し、他の節は Subgen. *Abies* に分かれる。Subgen. *Abies* 内の各節 (Section) は並列的に扱われている。節間の位置づけに関しては仮説的系統樹 (図1) が描かれ、この図によって各節の分化の経緯が推測されるが、節グループ間の位置づけには触れていないので、この報告でも各節間の解析には限界がある。

解析方法としては、前報告¹⁾と同様、種の水平分布図を系統分類群ごとに重ね合わせ、必要に応じて分布高度を参考に近縁種間の地縁関係を検討した。

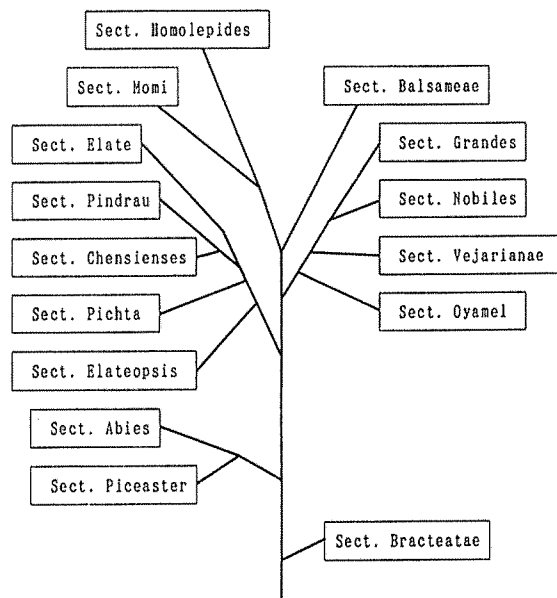


Fig. 1. Hypothetical diagram showing relationships of sections of the genus *Abies* proposed by LIU (1971).

Table 1. Taxonomy and List of the Genus *Abies* by Liu (1971) used in this study

Genus <i>Abies</i>			
Subgenus <i>Pseudotsugae</i>			
Sect. <i>Bracteatae</i>	<i>A. bracteata</i> D. DON		
Subgenus <i>Abies</i>			
Sect. <i>Momi</i>	<i>A. firma</i> SIEB. et ZUCC.	モミ	
Sect. <i>Homolepides</i>	<i>A. holophylla</i> MAXIM.		
	<i>A. homolepis</i> SIEB. et ZUCC.	ウラジロモミ	
	<i>A. mariesii</i> MAST.	オオシラビソ	
	<i>A. kawakamii</i> (HAY.) ITO		
Sect. <i>Chensiensis</i>	<i>A. chensiensis</i> VAN TIEGH.		
Sect. <i>Elateopsis</i>	<i>A. delavayi</i> VAN TIEGH.		
	<i>A. fargesii</i> FRANCH.		
	<i>A. recurvata</i> MAST.		
	<i>A. squamata</i> MAST.		
Sect. <i>Elate</i>	<i>A. koreana</i> WILS.		
	<i>A. nephrolepis</i> (TRAUTV.) MAXIM.		
	<i>A. sachalinensis</i> (FR. SCHM.) MAST.	アカトド	
	<i>A. veitchii</i> LINDL.	シラビソ	
Sect. <i>Pichta</i>	<i>A. sibirica</i> LEDEB.		
Sect. <i>Pindrau</i>	<i>A. spectabilis</i> (D. DON) SPACH		
	<i>A. pindrow</i> (LAMB.) ROYLE		
Sect. <i>Abies</i>	<i>A. alba</i> MILL.		
	<i>A. nebrodensis</i> (LOJ. POJ.) MATTEI		
	<i>A. nordmanniana</i> (STEV.) SPACH		
	<i>A. pardei</i> GAUSS.		
	<i>A. cephalonica</i> LOUD.		
Sect. <i>Piceaster</i>	<i>A. cilicica</i> (ANT. et KOTSHY) CARR.		
	<i>A. pinsapo</i> BOISS.		
	<i>A. numidica</i> DE LANN.		
Sect. <i>Nobiles</i>	<i>A. procera</i> REHD.		
	<i>A. magnifica</i> A. MURR.		
Sect. <i>Oyamel</i>	<i>A. religiosa</i> (H. B. K.) SCHLECHT. et CHAM.		
	<i>A. hickeli</i> FLOUS et GAUSS.		
Sect. <i>Vejarianae</i>	<i>A. vejari</i> MART.		
Sect. <i>Grandes</i>	<i>A. grandis</i> (DOUGL.) LINDL.		
	<i>A. guatemalensis</i> REHD.		
	<i>A. amabilis</i> (DOUGL.) FORBES		
	<i>A. durangensis</i> MART.		
	<i>A. concolor</i> (GORD. et GLEND.) LINDL.		
Sect. <i>Balsameae</i>	<i>A. balsamea</i> (LINN.) MILL.		
	<i>A. fraseri</i> (PURCH) POIR.		
	<i>A. lasiocarpa</i> (HOOK.) NUTT.		

1. 節レベルの分布

モミ属は北アメリカ大陸、ユーラシア大陸の東西に広く分布し、高緯度地域では、北ヨーロッパに広がっていないものの、北アメリカ西部ではマツ属と同様、寒冷な場所まで侵出している。ただし、マツ属でハイマツが分布するシベリア北東部で、冬季に酷寒となる地域までは進出していない。

他方、南の低緯度地域へは、ユーラシアでは台湾まで、北アメリカ大陸では低緯度地域のメキシコ、グアテマラまで南下しているが、東南アジアやカリブ海の島々までの侵出は見られない。低緯度地域のモミ属は、標高2000 m以上の高い場所に限られている。マツ属では、これらの地域においては、種類によっては海岸近くまで生育しているの、モミ属は気候が冷涼な場所に限られていることが明かである。ユーラシア大陸での分布は旧テチス海域以北に分布が限定され、モミ属の現在の地理分布が古地理と深く関連している様子が伺われる。

Li³⁾によって指摘されているように、モミ属15節は、それぞれ大陸を分けて分布している。図1に示した左側の各節はユーラシア大陸に、右側の各節は北アメリカ大陸に生育する節である。マツ属亜節では、Subsect. *Sylvestres*, Subsect. *Strobus* などのように、北米、ユーラシア大陸に分かれて生育する種があるが、モミ属では、ひとつの節内の種が両大陸にまたがって分布していない。これは、節レベルに分化した時点で、両大陸が分離し、その後に節内で種が分化したこと、また節内の分化が古い時代ではないことを示唆している。

ユーラシア東部には7節17種が分布している。1種からなる Sect. *Pichta* は沿海州から西シベリアまでの広大な地域とカムチャツカ半島に隔離して分布する(図2-1, A)。日本列島、韓半島、沿海州には Sect. *Elate* (図2-1, E) が、韓半島、日本、台湾には Sect. *Homolepides*

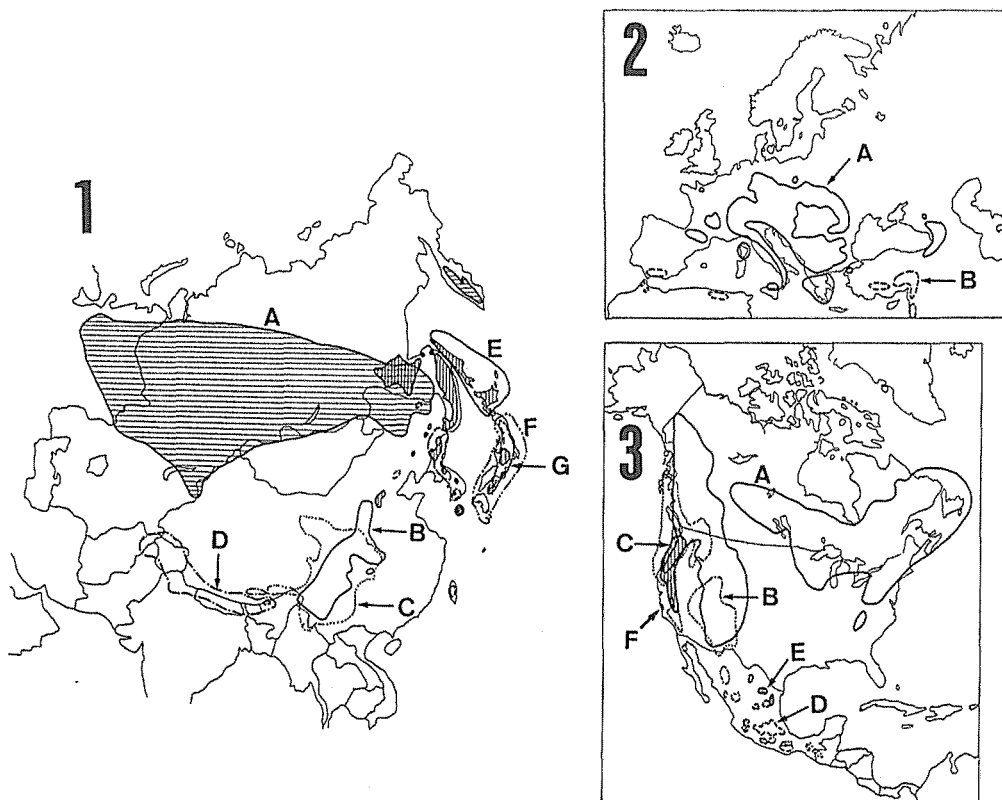


Fig. 2. Distribution maps of seven *Abies* sections in Asia (2-1), two *Abies* sections in Western Eurasia and Northern Africa (2-2), and six *Abies* sections in North America (2-3). 2-1, A: Sect. *Pichta*, B: Sect. *chensiensis*, C: Sect. *Elateopsis*, D: Sect. *Pindrau*, E: Sect. *Elate*, F: Sect. *Momi* and G: Sect. *Homolepides*, 2-2, A: Sect. *Abies*, B: Sect. *Piceaster*, 2-3, A: Sect. *Balsameae*, B: Sect. *Grandes*, C: Sect. *Nobiles*, D: Sect. *Oyamel*, E: Sect. *Vejariana*, F: Sect. *Bracteaetae*.

(図2-1, G) が海を隔てて分布し、それらの節の分化は、日本海の成立以前であろう。Sect. *Momi* は日本列島固有のモミ属である(図2-1, F)。日本列島には3節からなるモミ属が生育していることになる。中国の中央部、楊子江、黄河の上流域には1種からなる Sect. *Chensiensis* (図2-1, B), 4種からなる Sect. *Elateopsis* (図2-1, C) がほぼ同所的に分布し、ヒマラヤの山脈に沿って Sect. *Pindrau* の分布地(図2-1, D)がある。

ユーラシア西部には、2節8種が分布する。5種からなる Section *Abies* (図2-2, A) は地中海北岸からドイツまでの地域地域に分布し、3種からなる Sect. *Piceaster* はトルコ、アフリカ北部、スペインに散在する(図2-2, B)。これらの節が重複して分布する場所は認められない。

北アメリカ大陸のモミ属多種の分布は西部のカナダからアメリカ、メキシコの、ロッキー山脈以西に南北に広がる。東部の低温域には Sect. *Balsameae* (図2-3, A) が分布し、北アメリカ東部のモミ属はこの節2種のみである。5種からなる Sect. *Grandes* (図2-3, B) はカナダ南西部、アメリカ西部、メキシコ、グアテマラにかけて南北に長い生育地をもつ。2種からなる Sect. *Nobiles* (図2-3, C) はアメリカ西部に、Sect. *Vejarianae* (図2-3, C) と Sect. *Oyamel* (図2-3, D) のモミ属はメキシコの高山に点々と生育する。Sect. *Bractetae* の1種(図2-3, F) はアメリカ、サンフランシスコ州の海岸に狭い範囲に生育する。日本海沿岸の地域とアメリカの太平洋岸にそって多数のモミ属が集中していることが注目される(図2-3)。

以上、節レベルのモミ属の分布は、極東、中国中央部、アメリカ北西部に節が集中した場所があり、この地域付近で過去にモミ属の分化が発生したことを物語る。

2. 種レベルの分布

1) Sect. *Momi*

この節に属する種は *A. firma* だけであり、日本列島の東北から屋久島までに分布する(図3-1)が、この種は遺存種であろう。

2) Sect. *Homolepides*

この節には4種が分布し、*A. holophylla* が韓半島と中国の東北部に点在し、台湾に *A.*

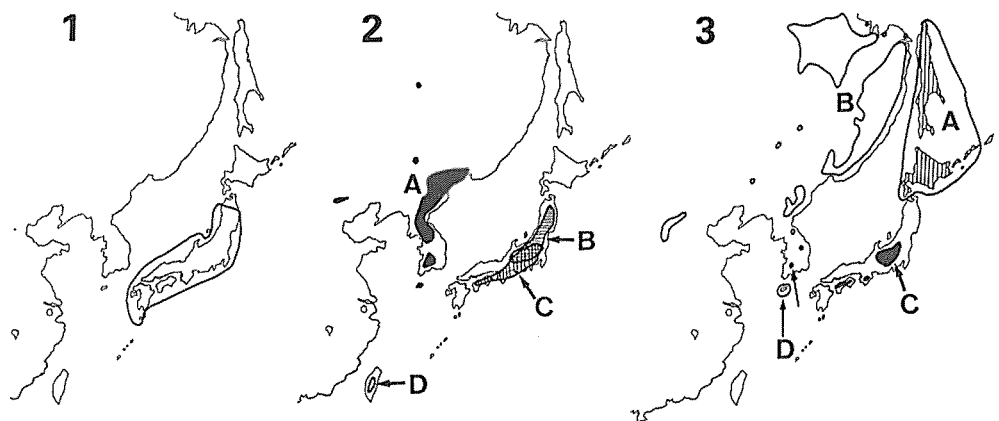


Fig. 3. Distribution maps of *Abies* species in Eastern Asia. 3-1: Sect. *Momi* (*A. firma*), 3-2: Sect. *Homolepides* (A: *A. holophylla*, B: *A. mariesii*, C: *A. homolepis*, D: *A. kawakamii*), 3-3: Sect. *Elate* (A: *A. sachalinensis*, B: *A. nephrolepis*, C: *A. veitchii*, D: *A. koreana*).

kawakamii が, *A. mariesii* が本州の北に, *A. homolepis* が本州の南部と四国にかけて分布する (図3-2)。これらの種はウラジロモミとオオシラビソが水平的には本州中部で重なった分布を示す。

3) Sect. *Elate*

この節は日本海をとりまく地域に4種が分布し, 日本海の成立以前に種が分化し, 発生していた。この節でもそれぞれの種が場所を分けて分布している (図3-3)。

4) Sect. *Chensiensis*

この節は1種 *A. Chensiensis* のみからなり, 中国の四川省, 貴州, 雲南省の山岳地に分布する (図4-1)。変種1種も記載されている。

5) Sect. *Pindrau*

2種からなるこの節は, 旧テチス海に出現したヒマラヤ山脈の南側に重なった分布をし (図4-2), 2種が共存する可能性がある。Liu は, この種群は中国から移動したものであると考えている。

6) Sect. *Elateopisis*

この節は4種からなりユンコイ (雲貴) 高原を中心に, 4種がほぼ同所的に分布し (図4-3) この付近で種分化したグループである。これらうちの2種は亜種も擁し, 分布の様相から新しい種群と予想される。*A. Chensiensis* の分布域とも重なり, 分布高度は *A. delavayi*: 2500-4000 m, *A. fargesii*: 2000-4000 m, *A. recurvata*: 2000-3800 m, *A. squamata*: 3000-4700 m 程度と記載されており, これらの種類では共存している可能性が大きい。

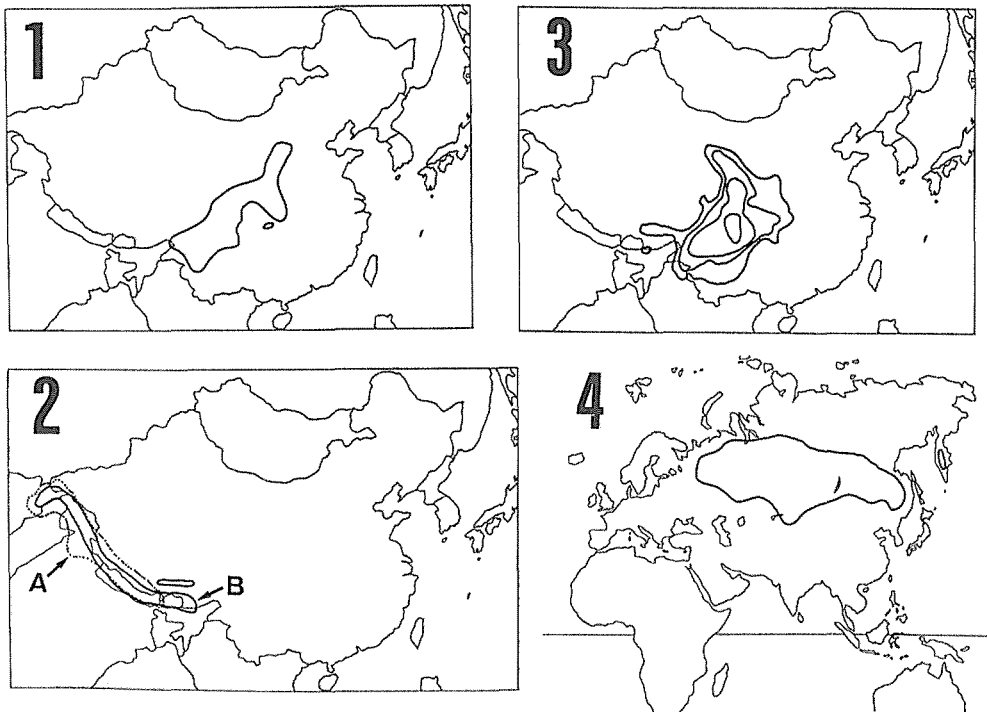


Fig. 4. Distribution maps of *Abies* species in China and Siberia. 4-1: Sect. *Chensiensis* (*A. chensiensis*), 4-2: Sect. *Pindrau* (A: *A. pindrow*, B: *A. spectabilis*), 4-3: Sect. *Elateopisis* (*A. delavayi*, *A. fargesii*, *A. recurvata*, *A. squamata*), 4-4: Sect. *Pichta* (*A. sibirica*)

7) Sect. *Pichta*

この節は *A. sibirica* 1 種からなり寒冷なシベリアとカムチャツカ半島に分布する (図 4-4)。第三紀以後に出現した厳しい冬の寒さに適応した種類である。この性質を獲得することによって、他の種が生育できない場所まで生育地を広げた種類である。

8) Sect. *Abies*

この節はヨーロッパと黒海東部、トルコの一部に分布し、5 種からなる種群であり、地図に記載された 4 種は地理的に分れた分布域をもつ (図 5-1, A)。種数も多く、現在繁栄している種群であろう。氷河期に地中海北岸に残存し、その後中部ヨーロッパまで分布を広げた種群であろう。この地域が原産とされる *A. pardei* については植栽された個体は残っているものの原産地が確認されていない。

9) Sect. *Piceaster*

この節は 3 種からなり、スペイン、モロッコ、アルジェリアとトルコ、シリアに遺存的に分散して生育する (図 5-2)。氷河期にこの地域に進出して留まった種群と考えられる。分布の様相としては、遺存種群を示す。

10) Sect. *Balsameae*

北アメリカ大陸の寒冷域に広分布している 2 種は、*A. sibirica* と同様、冬の厳しい寒さに適応した性質を獲得し、広分布域をもつ。東部に分布する 2 種は、西部から分れた種であろう。分布域はお互いに、地理的に隔離している (図 6-1)。

11) Sect. *Oyamel*

この節は 2 種からなり、メキシコの高地に分布する (図 6-2)。氷河期に北アメリカ西部から移動して残存した種群であろう。

12) Sect. *Grandes*

5 種で構成されるこの節は、北アメリカ大陸西側に広分布域をもつ種群であり、メキシコ、グアテマラの高地まで進出している (図 6-3)。分布の様相は、現在繁栄している種群の状態を示す。*A. grandis*, *A. amabilis*, *A. concolor* はアメリカ北西部で重複した分布地をもち、特に前 2 種は高度分布も重なっているため、共存している可能性がある。

13) Sect. *Nobiles*

2 種からなるこの節はアメリカ北西部に分布する節であり、分布の様相としては遺存種群であ

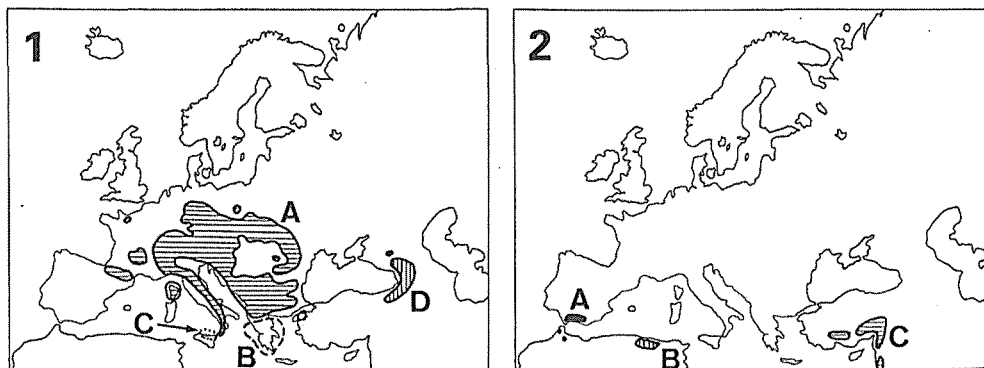


Fig. 5. Distribution maps of *Abies* species in Western Eurasia and Africa. 5-1: Sect. *Abies* (A: *A. alba*, B: *A. cephalonica*, C: *A. nebrodensis*, D: *A. nordmanniana*), 5-2: Sect. *Piceaster* (A: *A. pinsapo*, B: *A. numidica*, C: *A. cilicica*).

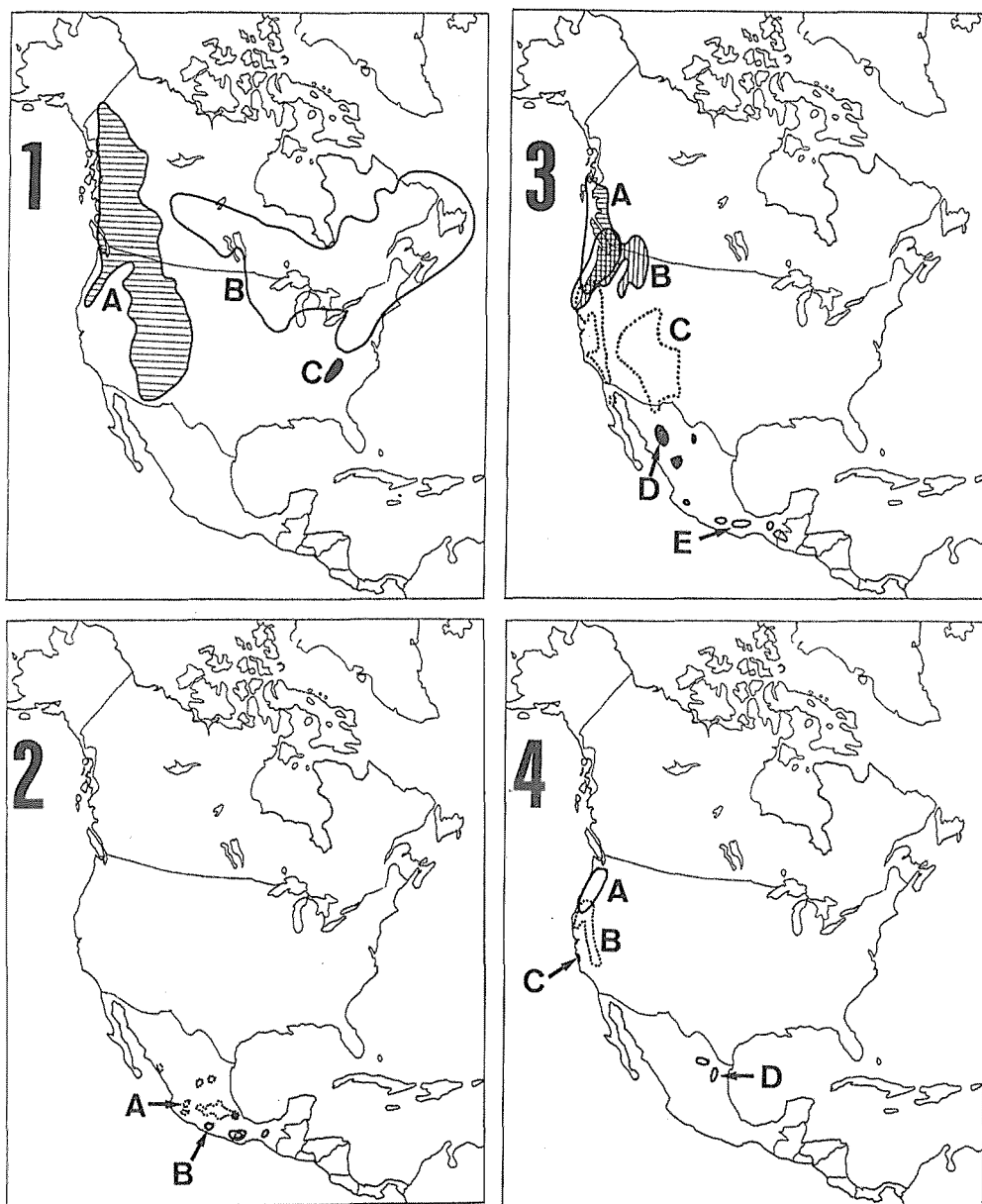


Fig. 6. Distribution maps of *Abies* species in North America. 6-1: Sect. *Balsameae* (A: *A. lasiocarpa*, B: *A. balsamea*, C: *A. fraseri*), 6-2: Sect. *Oyamel* (A: *A. religiosa*, B: *A. hickeli*), 6-3: Sect. *Grandes* (A: *A. amabilis*, B: *A. grandis*, C: *A. concolor*, D: *A. durangensis*, E: *A. guatemalensis*), 6-4: Sect. *Nobiles* (A: *A. procera*, B: *A. magnifica*), Sect. *Vejarianae* (D: *A. vejari*) and Sect. *Bractaetae* (C: *A. bractaeta*).

る。この2種の分布域の一部は重なるものの、大部分は分かれて分布する(図6-4)。

14) Sect. *Vejarianae*

1種からなるこの節はメキシコ北西部に狭い分布域をもち(図6-4)、氷河期に北アメリカ西部から移動した遺存種であろう。

15) Sect. *Bractaetae*

Subgenus *Pseudotorreya*に属するこの節は、他のモミ属の種群、Subgenus *Abies*とは異なり、特殊なモミであるとされ、*Abies Bractaeta* 1種からなる。カリフォルニア州の海岸近く、サンタ・ルシア山に分布する（図6-4）。分布域も狭く、古い遺存種であると考えられている。

3. 検 討

3-1 日本産モミ属の種間関係

日本列島にはモミ属3節5種が分布し、多種が生育する地域のひとつである。そこで、日本のモミ属の挙動を調べることによって、他地域での様子のある程度、推測することが可能であろう。日本列島での水平分布図から等種数分布図を画くと図7となる。モミ属は中部地方を中心に種類が多く、4種が重なって分布する。紀伊半島、四国には3種の重なりが認められる。分布が重なった部分は中部の山岳地であり、この場所を離れるほど分布の重なりは少なくなる。北海道ではトドマツが低地まで生育するが、四国、九州のモミ、ウラジロモミでは生育場所が高くなり、モミ属が冷涼な場所に生育する温度帯と対応している。

日本列島に分布するモミ属内の、種間関係の実態は、林⁹⁾の資料整理によって、より具体的に理解できる。種類間で同一場所に共存していた箇所を調べると以下の通りである。モミは海拔高で最も低い場所、一般にブナ帯の下部に出現する種類であり、その上部に出現するウラジロモミとは棲み分けている。林⁹⁾の記載によると両種が共存していた場所は静岡県下でみられ4例あるが、モミの産地数全体からみればわずか0.3%にすぎない。モミは他のモミ属とは共存地をもたない。ウラジロモミの上層にはシラビソが出現するが、両者にはかなりの共存関係が認められ、

両種の全産地数の16%があげられる。ウラジロモミとその他の種との共存地は見あたらない。モミ属で最も共存関係が高いのはシラビソ-オオシラビソの関係であり、共存地数は両種の全産地数の52%に達していた。

日本でのモミ属の種間関係は、シラビソ-オオシラビソ、ウラジロモミ-シラビソ間で共存性が認められたが、シラビソは Sect. *Elate* に、ウラジロモミ、オオシラビソは Sect. *Homolepides* に属するので、節の異なる種類間関係であり、厳密な意味では、同じ節内の種の共存例ではない。よって、近縁の種間では異所的に分布していたことになる。

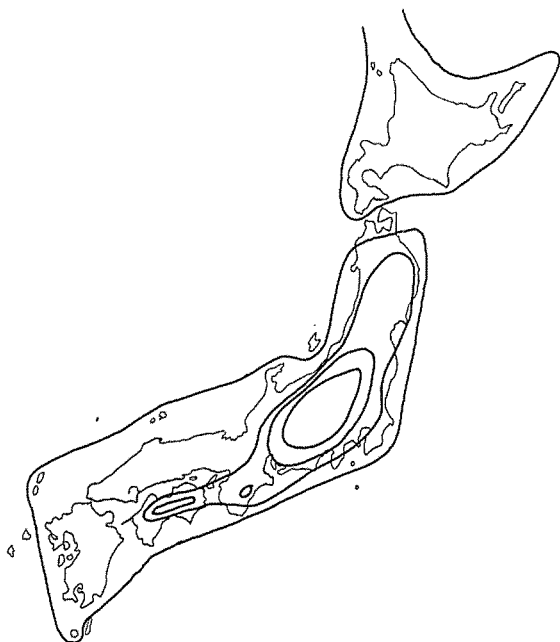


Fig. 7. Distribution map of five *Abies* species in Japan.

3-2 モミ属各節の位置づけ

世界各地のモミ属の地理分布を平面の分布からみると、中国の雲貴高原、アメリカ北西部には近縁種がほぼ同じ

場所に多数が分布していた。日本のモミ属では、近縁種間では棲み分ける結果となっていたが、これらの場所では、同じ節内の3, 4種で、水平分布、分布高度も重複しており、同所的に生育する可能性がある。これらの挙動は、マツ属の、ある種群（例えば Subsect. *Ponderosae*¹⁾）と同様、かつてこの付近で異所的に種が分化し、異種としての分化が確立した後に氷河期の到来などの気温変動に伴って生育地の移動が生じ、二次的に種の重複分布が発生したものであろう。

他の地域では、種、節レベルでも、また地域的にも分かれて生育する傾向が明かで、種分化後の異所的分布の性質が強く残っている点がモミ属の特徴のひとつであった。また、モミ属の多数種が生育する地域は、マツ属に比べると中緯度以北に偏り、低緯度地方の種ほど生育高度が高く、ほとんどの種が冷涼な温度条件下に生育している。

日浦²⁾は日本に分布している様々な針葉樹、属レベルでの分布パターンを調べ、表2のような系統発生地の縁展開法則を提案している。この提案では、生物の系統群は発生、変異して、繁栄、衰滅の各段階を時間的にたどり、その間に地理分布の展開があると考える。これらの段階に対応して分布パターンの特徴が、初期的固有分布から広分布、不連続分布、遺存固有期を示すとして、理論的展開を進めた。古い針葉樹は中世代に繁栄して絶滅した (Extinct Species Type)。スギ、コウヤマキ属などは、中世代に出現し、第三紀に繁栄して第四紀に遺存分布をする (単型属, Single Species Type)。トガサワラ属などは、古第三紀に出現し、新第三紀に繁栄して現在是不連続分布として位置づけられる (寡型属, Limited Species Type)。モミ属は多型属 (Many Species Type) に相当し、日浦²⁾の説によれば、古第三紀に出現し、新第三紀に初期固有属として多数の節に分かれ、現在、繁栄している種群と位置づけられている。このように、生物群の地理的分布の様相が生物群の発生から絶滅へと進む自己運動と関連して説明されている。

モミ属の出土化石³⁾によれば、第三紀始新世 (Eocene) のものが最も古く、中部ヨーロッパから出土している。漸新世の化石は南フランスとアメリカ西部に記載されているが、化石として多くなるのは次の時代からである。中新世 (Miocene)、鮮新世 (Pliocene) には、アメリカ西部とヨーロッパに多く、共に11例が挙げられている。アジアでは日本のみに出土し、モミ属の出現は鮮新世以降⁴⁾であり、モミ属がアジアに広がったのはかなり新しい時代であった。アメリカ東部では化石が出土していない。以上のように、モミ属化石の出土地は限定されており、現在の広い分布は第四紀に確立したものである。モミ属全体の地縁的展開は日浦²⁾の指摘通りであるとみてよい。

白亜紀、第三紀の中ごろまでは地球は温暖期にあり、次の漸新世から鮮新世へと気温の低下が進み、氷河期^{2b)}を迎える。モミ属の種レベルの分化が進んだのは、気温の低下が進んだ時代に対応し、現在のモミ属各種が生育している冷涼な温度条件は種分化した時代の温度条件と無関係ではないだろう。第三紀には、ヨーロッパの冬の気候は、現在のように厳しいものでなかったと推測されているが、高緯度地域からはモミ属化石が出土しておらず、分布していなかった可能性

Table 2. Geographic prosperity and decline law of phylogeny in coniferous genus in Japan after Hiura (1984) (日浦²⁾による針葉樹の系統発生地の縁法則)

Geological Era Types of Genus	Mesozoic Age		Cenozoic Age	
		Early Tertiary	Late Tertiary	Quaternary
Extinct Species Type	Wide Distribut.			
Single Species Type	Early Peculiar	Wide Distribution	Disperse	Isolated
Limited Species Type		Early Peculiar	Wide Distribut.	Disperse
Many Species Type		(Early Peculiar)	Early Peculiar	Wide

Table 3. Phases and types of each section of genus *Abies* derived from geographical patterns of distribution.

Types of Distribution	Sections of <i>Abies</i> Species
遺存分布種群 (Single Species Type)	<i>Bracteaetae</i> , <i>Oyamel</i> , <i>Momi</i> , <i>Piceater</i> , <i>Chensiensis</i>
衰退の段階の種群 (Limited Species Type)	<i>Homolepides</i> , <i>Pindrau</i> , <i>Nobiles</i> , <i>Vejarianae</i>
繁栄の段階の種群 (Many Species Type)	<i>Pichta</i> , <i>Elate</i> , <i>Grandes</i> , <i>Elateopsis</i> <i>Balsameae</i> , <i>Abies</i>

が高い。*A. sibirica*, *A. balsamea*, *A. lasiocarpa* など、冬の酷寒に耐えるモミ属の出現は、氷河期を経る必要があったのであろう。

現在繁栄の段階にあるモミ属を、節内での分布の様相を調べて日浦²⁾のタイプに当てはめると、表3のように分かれる。属全体としては、繁栄の段階にあるモミ属でも、その系統群の内部を探ると、様々な段階の種群から構成され、現在広分布を示し、繁栄している節はそれほど多くはない。発生後の時間の経過に伴い、血縁、地縁を通じて、それぞれの節が様々な方向に進み、栄枯盛衰の様相を現している。このモミ属の例では、生物の系統群は系統内の個々の種群によって、独自の運動様式をもちつつ属全体の繁栄が維持されていることになる。

地史的に似た経過をたどるモミ亜科内の他の植物群でも、このような栄枯盛衰の事情は同じである。日浦²⁾は全北区(帯)の針葉樹群で日本に生育するカラマツ属、トウヒ属、モミ属が広分布を示し、トガサワラ、ツガ属は不連続分布であるとした。追加すると、ユサン、イヌカラマツ、ヒマラヤスギ、*Cathaya* 属は遺存分布を示す。繁栄を示す属では、いずれも寒冷な場所まで分布を広げ、氷河期の厳しい気候に積極的に対応して新しい種を分化³⁾させたグループであり、衰退の段階にある植物群は、第四紀の気候変動に対応できなかった属である。寒さにやや強いモミ属では、この特徴に多少の違いはあるものの、上記の事情は、モミ属内の各節でも同じであらう。

3-3 系統内での形質、性質の違い

マツ属は全北区に広分布し、現在繁栄している植物群である。また、マツ属内の分布の様相もモミ属同様、系統群内で様々であることは前報告¹⁾で確認した。ただし、現在繁栄しているマツ属とモミ属とはお互いに、形質、性質面では極端に異なる側面をもつ。

モミ属では、系統内の各種類間の形態に変異が少なく、特に球果の形態がお互いによく似ている点の特徴である。また、冬芽の形態、その伸長様式も同様である。モミ属の冬芽は枝先に葉と枝の原基が畳まれており、それが特殊化した芽鱗に包まれた構造で、形態形成の進んだ冬芽を形成する。春に伸長する新梢は、枝とそれに付く葉からなり、花芽は前年の枝に形成される。これらの特徴はモミ亜科全植物群に共通の形質²⁾である。

他方、マツ属では、種間の変異が極めて大きい種群である。球果の大きさ(重量)だけを比べても、*P. mugo*, *P. banksiana*などは小さな球果を形成するのに対し、*P. maximartinezii*, *P. coulteri*などでは、それらの千倍にも達する球果を形成する。球果の形態も種類によって著しく異なり、細長い形や丸いもの、堅牢なものや軟弱な球果など、また臍(Umbo)、刺(Prickle)の発達したものや退化したものなど、枚挙にいとまがない。マツ属の球果の形態変異の大きさは、球果を集めて比較すれば一目瞭然である。

マツ属では、冬芽の形態とその伸長様式³⁾も種類によって極めて異なる。退化した鱗片葉の基部に短枝を形成するが、この短枝の集合体からなる大きな冬芽を形成する。花芽はこれらの短枝の原基から当年枝に形成され、葉や、長枝までもこの短枝から伸びだす。マツ属は、短枝の集合体からなる冬芽を形成し、その意味では、スギ、ヒノキ科などより一段と進化した芽の形態をも

つ。短枝形成からさらに進んで、それぞれがひとつの独立した冬芽を形成するモミ亜科の植物群はマツ属に比べると、形態形成の上でさらに進化しているといえる。

マツ属の冬芽の伸長様式は年に一回とは決まっておらず、種類によっては多節伸長を示す。冬芽の複雑な伸長様式も、マツ属の未発達な冬芽の形態形成と関連したものである。特別な冬芽を形成しない針葉樹では、温暖な季節であれば伸長を続ける型を基本とする。短枝を形成するマツ属でも、温暖な場所に生育する種類にはこの性質が残され、生育期間内に多節伸長⁹⁾(Free Growth)が現れる。マツ属の Free Growth は、針葉樹の進化上のひとつの性質の現れであり、後に単節伸長の性質を獲得したと考えられる。

以上、マツ属とモミ属の形態と性質の違いを比較したが、種間の差異が少ないモミ属に対してマツ属が、なぜ多様な形態と性質を獲得したかを検討するためであった。日浦²⁾が針葉樹の系統発生の運動様式において多型属と分類した属のうちで、マツ属のみは例外である。化石の出土⁶⁾¹⁰⁾からみると中世代のジュラ紀に出現したマツ属は、第三紀にすでに繁栄し、現在でも衰滅の気配すらなく、北方系針葉樹のうちでは最も多い種を擁して繁栄を続けている属のひとつである。マツ属のみが長期間なぜ故に繁栄を続けてきたかに対して、この属の多様な形態と性質は、それに答える鍵のひとつである。

起源以後の時代の長さによって形態変異が増大する一例として、モミ亜科に属するトウヒ属をあげることができる。トウヒ属⁹⁾は白亜紀に起源し、その出現はマツ属より新しく、モミ属より古いとされる。この種群の形態上の多様さは、例えばエゾマツの小卵型の球果とモリンドトウヒ、ドイツトウヒの円筒型の大きい球果との差異に明確にみられる。これらを比べた限りでもトウヒ属は、マツ属種類間ほど形態上の差異はないものの、モミ属に比べると大きさ、形などの変異が格段に大きい。この例のように、起源の古い属ほど、種類間で球果の形質の差異が大きくなる傾向が認められる。起源後の歴史が短いモミ属では、種類間の形態に変異の少ないのは、むしろ当然の結果である。

モミ属の生育環境は冷涼、湿性の場所に限られるが、マツ属は現在、様々な温度帯で湿性森林から疎林、草原まで進出し、ある種類では砂漠周辺の、樹木としては最前線まで進出している。低温域へは亜寒帯の最上部から寒帯にまで生育する。多様な環境下に育つマツ属の共通の性質は、おそらく乾燥に耐える性質であろう。マツ属のある種は乾燥に対して特別に耐える性質をもち、温帯や亜熱帯に生育する種類であっても、マツ属はおなじ場所に育つ他の樹種よりも格段に高い耐凍性¹¹⁾を示す。乾燥に強い性質は、細胞質濃縮に耐える性質であり、生理的乾燥としての高い耐凍性と共通である。マツ属は、この性質によって中世代から第三紀にかけて、乾燥地へ進出する種を分化したと思われる。その根拠は、古い形質のマツは一般に、硬く、水を逃さない大きな球果をつけ、現在の乾燥地周辺に生育しているためである。さらに第四紀以後に生じた地球の低温化に対して、冬の寒さに耐える新しい種の分化をして繁栄してきた。これらの適応の結果としてマツ属は多数種を擁し、多様な性質、形態をもつ属に至ったものと思われる。

引用文献

- 1) 大島誠一 (1993) マツ属における種分化と地理分布の研究—亜節の位置づけ. 京大演報65. 36-49
- 2) 日浦 勇 (1984) 分布要素と編年. 「蝶 分布と系統」—日浦 勇選集—日高敏隆編, 蒼樹書房, 東京. 132-150
- 3) Liu, Tang-Shui (1971) A monograph of the Genus *Abies*. Dept. For. Col. Agr. National Taiwan Univ. Taipei pp. 608.

- 4) 山岸高旺 (1975) 植物系統分類の基礎, pp. 389, 北隆館, 東京
- 5) 林 弥栄 (1951) 日本産重要針葉樹の天然分布 I 報 林試報48. 1-240
- 6) FLORIN, R. (1966) The distribution of conifer and taxad genera in time and space. pp. 326. Acta. Horti. Bergiani. Band 20 (4). 121-311.
- 7) MIKI, Shigeru (1957) Pinaceae of Japan with reference to its remains. Osaka City Univ. Inst. Polytech. Jour., series D. Biology. 8. 211-272.
- 8) 酒井 昭 (1982) 植物の耐凍性と寒冷適応. pp. 469. 学会出版センター. 東京
- 9) 大畠誠一 (1987) 針葉樹の冬芽の形態と伸長様式—マツ属の新条形成をめぐって. 京大演報59. 52-64.
- 10) MIROV, N. T. (1967) The Genus *Pinus*. pp. 572. Ronald Press Company. New York.
- 11) OOHATA, S. & A. SAKAI (1982) Freezing resistance and thermal indices with reference to distribution of the Genus *Pinus*. (ed. LI & SAKAI, Plant cold hardiness and freezing stress II) Academic Press. Inc. 437-446.

Résumé

To phylogenetically clarify the speciation of the Genus *Pinus*, the geographical relationships among species of Genus *Abies* were analyzed and compared with those of Genus *Pinus* which had been examined in an earlier study (OOHATA, S., Bull. Kyoto Univ. 36-49, 1993).

Although distributional patterns among sections of *Abies* were more or less different, the species and sections in the Genus showed allopatric distribution in regions cooler than those of pines. Phases of each section were assigned as shown in Table 3 from the distributional patterns. The features of the allopatric distribution patterns in Genus *Abies* were those of new Genus after speciation.

Species groups occur, diversify, thrive and become extinct according to the law of phylogeny and geographic era as proposed by HIURA (1984). According to the law, *Abies* which is a thriving group today, traces its beginning to the early Tertiary Age. Only the Genus *Pinus* is exceptional among conifers thrives today with many species in a large area of the northern hemisphere, after having thrived once in the Tertiary Period.

The *Abies* species have cones of simpler shapes. Genus *Picea*, a thriving group of the *Pinaceae* that originated in the Cretaceous Age, displays more cone diversity. The genus *Pinus* which appeared from the Jurassic Age has the most complex cones with respect to size and shape among coniferous trees. Many pines occurring in ancient periods may still occur in warmer temperature regions. The large diversity of pine cones offers support for this.

Abies trees have winter buds that are more complete in construction than those of the Genus *Pinus* and display single flash growth. The free growth of shoot seen in many pines from warm temperature regions may be a phenomenon related to their primitive structure according to the order of appearance in phylogeny of conifers.